棉蚜寄主专化型及其形成的行为机理

王咏妙，张鹏飞，陈建群*
（南京大学生物科学与技术系，南京　210093）

摘要：通过生活在甜瓜和棉花上的棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 的行为，研究棉蚜的寄主专化型及其形成的行为机理。生物学观察显示：两类棉蚜在寄主植物相互交换以后，定居数显著减少，棉花蚜型棉蚜的繁殖系数及若虫存活率显著下降，说明棉蚜存在甜瓜蚜型和棉花蚜型两种寄主专化型。通过刺探电位技术研究棉蚜的取食行为，以探索其寄主专化型形成的行为机理。结果表明：甜瓜蚜型棉蚜在棉花上的取食行为容易被中断，但其口针定位韧皮部的能力并没有显著削弱；而棉花蚜型棉蚜在甜瓜上的取食行为受到更大的影响，口针无法顺利定位至韧皮部，并在 2 h 内根本无法在筛管内取食。生物学观察和 EPG 取食行为分析都显示：与甜瓜蚜型棉蚜相比，棉花蚜型棉蚜对寄主的要求更严格——寄主专化程度更高，对寄主的利用率更高。
关键词：棉蚜；甜瓜；棉花；寄主专化；刺探电位技术
中图分类号：Q965　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2004)06-0760-08

Host-preference biotypes of the cotton aphid, *Aphis gossypii* Glover and the behavioral mechanism in their formation

WANG Yong-Miao, ZHANG Peng-Fei, CHEN Jian-Qun* (Department of Biological Science and Technology, Nanjing University, Nanjing 210093, China)

Abstract: The colonization and feeding behavior of the cotton aphid, *Aphis gossypii* Glover, on melon and cotton plants were studied in order to reveal the behavioral mechanism in formation of different host-preference biotypes. The results of the biological observation showed the number of colonizing aphids decreased significantly when they were transferred to their non-preference plant (melon or cotton). Moreover, both population reproduction coefficient and the nymphal survival rate were also significantly declined when aphids living on cotton were transferred to melon. These data suggested there were two host-preference biotypes in the aphid *A. gossypii*, the melon biotype and the cotton biotype. Based on the comparisons of feeding behavior between these two host biotypes using electrical penetration graph (EPG), the feeding characteristics of the two host biotypes of cotton aphids on their non-preference host were found as following: (1) The feeding behavior of the melon biotype aphids was interrupted easily on the cotton, but the ability that aphid stylet locating cotton phloem was not affected by frequent interruption in the pathway penetration; (2) The feeding behavior of the cotton biotye aphids was affected so greatly on the melon that the aphids could not locate the melon phloem and feed at the sieve element within 2 hours. The biological observation and EPG feeding behavior record of these two host biotypes both suggested that the cotton biotype aphid had stricter requirement for its host plant and used the host plant more efficiently than melon biotype aphid. These findings may give clues to explain why the aphids living on the cotton and melon respectively could not successfully transfer hostplants mutually.
Key words: *Aphis gossypii*; melon; cotton; host preference; electrical penetration graph

棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 是广泛分布于世界各国的一种常见害虫。据记载，全世界有棉蚜的寄主植物 76 科 285 种（冯国蕾等，2001），其中，棉花和葫芦科瓜类同为棉蚜的主要侨居寄主（第二寄主、夏季寄主）（张广学和钟铁森，1983），受棉蚜危害严重。在我国，棉花和甜瓜是广泛种植的重要经济植物，研究棉蚜在这 2 种寄主植物之间发生相互迁移危害的可能性及相关行为机制，将对田间作物的合理布局

基金项目：国家自然科学基金资助项目(30270252)；教育部优秀年轻教师基金资助项目
作者简介：王咏妙，女，1979 年 6 月生，浙江奉化人，硕士研究生，从事蚜虫取食行为的研究，E-mail：wymnb@sina.com
＊通讯作者 Author for correspondence，E-mail：chenjq@nju.edu.cn
收稿日期 Received：2004-05-11；接受日期 Accepted：2004-07-07

和预防棉蚜的危害有重要意义。

昆虫的寄主专化性是指昆虫对寄主植物取食的专一性反应，即对不同植物种类和取食部位的选择和嗜食程度（陈文胜等，1997）。在昆虫的进化过程中，昆虫种群为适应寄主及环境变化的需要，常常分化为不同的寄主专化型（生物型）。蚜虫在其第二寄主植物上通常营无性繁殖，寄主专化现象更加明显。张广学和钟铁森（1982）通过详细的接种移植实验发现：棉蚜在黄瓜上经过长期的孤雌生殖后食性已相当专化于黄瓜，可以在瓜类上生活但绝大部分不能在棉花上生活。孟玲等（1998）研究新疆吐鲁番市瓜类和棉花上的棉蚜，采用形态测量学指标划归了2种不同的寄主专化型——瓜蚜型和棉花蚜型。张孝羲等（2001）分析了棉蚜种群对寄主转换的适应和变异规律。刘向东等（2002，2003）研究了棉蚜对寄主植物的选择和专化性，发现西瓜、南瓜和黄瓜上的棉蚜转移到棉花上时能在韧皮部吸食，反之则没有在韧皮部吸食，并推测南京地区棉蚜出现的黄瓜及棉花2种寄主专化型可能是冬寄主不同所致。但是寄主专化型形成的行为机理是什么？至今没有深入的研究。

在蚜虫寄主植物选择中，口针穿刺是很重要的过程（Prado and Tjallingii，1997），研究蚜虫的口针穿刺及取食过程能够直接揭示蚜虫专化于某一特定寄主的行为机理。刺探电位（electrical penetration graph，简称EPG）技术记录的波形能直接反映蚜虫口针在植物内的活动，为揭示蚜虫寄主专化型形成的行为机理提供依据。我们将分别生活在甜瓜和棉花上的两类棉蚜作为研究对象，通过两者互换寄主植物前后定居数、繁殖能力和若虫存活率的变化，确定寄主专化型的存在，并进一步通过EPG技术研究不同寄主专化型棉蚜的取食行为，以探索在甜瓜和棉花上形成棉蚜寄主专化型的行为机制。

1　材料和方法

1.1　供试虫源

实验所用棉蚜为本实验室在甜瓜或棉花上饲养的稳定的生物型，分别称为甜瓜蚜型棉蚜和棉花蚜型棉蚜。室内饲养环境温度25±5℃，光周期为16L:8D，光照强度3 000～4 000 lx。将健壮成蚜1头移至具2片完全展开真叶的寄主植物（甜瓜或棉花）上，24 h后移走成蚜，一周后新生若虫生长发育为成蚜，再将成蚜移至具2片完全展开真叶的寄主植物上，24 h后移走成蚜，继续培养若虫，1周后选取健壮无翅孤雌生殖成蚜用于实验。

1.2　供试植物

实验所用植物为甜瓜 *Cucumis melo* L.和棉花 *Gossypium hirsutum* L.（品种分别为黄金瓜和泗棉三号），均购于江苏省农业科学院。种子种植于底部穿孔的一次性塑料杯，培养条件同蚜虫。待植物长至2片真叶完全展开时用于实验。

1.3　生物学观察

1.3.1　棉蚜定居数：将2个生物型棉蚜分别移植于甜瓜和棉花幼苗上，棉蚜与植物的4种组合分别为A：甜瓜蚜型棉蚜/甜瓜，B：棉花蚜型棉蚜/棉花，C：甜瓜蚜型棉蚜/棉花，D：棉花蚜型棉蚜/甜瓜。每株植物上放10头健壮无翅孤雌生殖成蚜，每隔24 h记录植株上的蚜虫数，其中前14 h每隔2 h记录一次，72 h后清除植物上的蚜虫。每个处理重复5次。实验在光照培养箱中进行，温度25±1℃，光周期为16L:8D，光照强度3 000～4 000 lx。

1.3.2　棉蚜繁殖系数和若虫成活数：将2个生物型棉蚜分别移植于甜瓜和棉花幼苗上，棉蚜与植物的4种组合同1.3.1节。每株植物上放10头健壮无翅孤雌生殖成蚜，24 h后处死成虫，记录植物上若虫数，计算棉蚜的繁殖系数（24 h后的若虫数/24 h后的成虫数），并在5天后记录若虫成活数，计算若虫成活率。每个处理重复15次。实验在光照培养箱中进行，培养条件同1.3.1节。

1.4　EPG技术及取食波形的记录

原理：将蚜虫及其取食的植物接入同一电路，当蚜虫口针刺破植物时电路闭合形成回路。由于口针定位、唾液分泌等引起的蚜虫电阻变化以及昆虫植物的电生理特性变化都可使电势信号发生波动。输出的波形变化即所记录的EPG波形直接反映这种电势信号的波动（Tjallingii，1978；张鹏飞等，2001）。常见的波形主要有以下几种：ABC波，蚜虫分泌唾液及口针在植物细胞间穿刺；pd（potential drop）波，发生在C波阶段的电势落差，表明蚜虫口针短暂穿刺植物细胞膜；E波，蚜虫口针在植物韧皮部被动取食；F波，表明蚜虫口针在植物内的穿刺似乎遇到了困难；G波，蚜虫口针在植物木质部主动取食（Tjallingii，1978）。

仪器：实验采用由荷兰Wageningen农业大学昆虫系研制的Giga-8直流信号放大器。输入阻抗Ri为109Ω，输出信号经AD（DAS-800，Metrabyte）转换后由计算机接收并记录。实验用Stylet 2.0软件采

集数据。

方法：将直径为 20 μm，长约 4～5 cm 的金丝一端用水溶性导电银胶粘于蚜虫的背部，金丝的另一端与 Giga-8 放大器相连接，将放大器的地线深埋于实验植株所在的土层内。放大器输出导线与记录用的计算机相连后，将棉蚜放置于植物叶表面，接通回路。实验在屏蔽罩内进行。

1.4.1 早期口针刺探行为的研究：分别选取 2 个生物型棉蚜的健壮无翅孤雌生殖成蚜，粘金丝后放在甜瓜或棉花幼苗上记录 10 min 内口针刺探植物的波形。为消除粘银胶给蚜虫带来的不适，在记录波形之前将蚜虫预处理：放在原寄主植物上取食 0.5 h。每个处理重复 20 次。根据记录结果，将有噪音的无效数据剔除，统计有意义的数据结果。比较棉蚜在嗜食寄主植物和非嗜食寄主植物上 10 min 内的 pd、pd-L（长 pd，即出现Ⅱ-3 脉冲的 pd）、ABC 波时间和穿刺（probe，连续 2 次 np 之间的口针行为）数的差异。

1.4.2 早期取食行为的研究：分别选取 2 个生物型棉蚜的健壮无翅孤雌生殖成蚜，粘金丝后放在甜瓜或棉花幼苗上记录连续 2 h 的取食波形。进行同 1.4.1 节的预处理，每组处理重复 20 次。统计有意义的数据结果，比较从波形记录开始到开始第一次口针穿刺间的时间（1st np 时间）、第一和第二次口针穿刺之间的不穿刺波形时间（2nd np 时间）以及 2 h 内不穿刺波形（non-penetration，np 波）的总时间和次数、pd 总数、E 波时间、E_2 波时间、E 波出现率和 E_2 波出现率的差异。

1.5 数据分析

根据生物学观察结果，分析比较 2 h、4 h 和 72 h 棉蚜/植物 4 种组合上的棉蚜定居数的差异以及 24 h 内蚜虫繁殖能力和若虫存活率的差异。根据 EPG 记录的波形，分析比较 10 min 内 ABC 波时间、pd 数、pd-L 数、probe（穿刺）数、np 总时间、pd 总时间、除 pd 外的 ABC 波时间（ABC-ex pd 时间）、单个 pd 持续时间和单位穿刺时间内的 pd 数（pd 数/ABC 时间）的差异，以及 2 h 内 1st np 时间、2nd np 时间、np 总时间、1st probe 时间、pd 数、单位穿刺时间内的 pd 数（pd 数/ABC 时间）、到 1st E 波时间、E 波时间、E_1 波时间、E_2 波时间、E 波次数、E_2 次数以及 E_1 和 E_2 波的出现率。统计方法为 One-way ANOVA、Two-way ANOVA（统计分析软件为 Sigma Stat，version 3.0，GraphPad Software Inc）和 Fisher's exact test（统计分析软件为 GraphPad Instat，version 3.01，GraphPad Software Inc）。

2 结果

2.1 两类棉蚜在不同植物上定居数的变化规律

棉蚜/植物 4 种组合上棉蚜定居数的变化规律如图 1 所示，寄主互换后棉蚜在植物上的定居数在短时间内显著减少。2 h 时甜瓜蚜型棉蚜在嗜食寄主甜瓜和非嗜食寄主棉花上的定居数就达到显著差异（A：10.0 ± 0.0，C：6.2 ± 2.7），而棉花蚜型棉蚜寄主转换到非嗜食寄主甜瓜上后，其定居数也在 4 h 时显著少于其在嗜食寄主棉花上的定居数（B：9.8 ± 0.5，D：5.4 ± 1.5）；对不同棉蚜/植物组合的棉蚜定居数变化规律的生物学观察显示，实验开始后 72 h 时，10 头棉蚜在嗜食寄主植物上基本不走失（A：9.2 ± 0.8，B：8.6 ± 0.5），而在非嗜食寄主植物上走失较多，定居数显著减少（C：1.4 ± 0.8，D：1.4 ± 1.5）（$P_{A:C} < 0.01$，$P_{B:D} < 0.01$）。

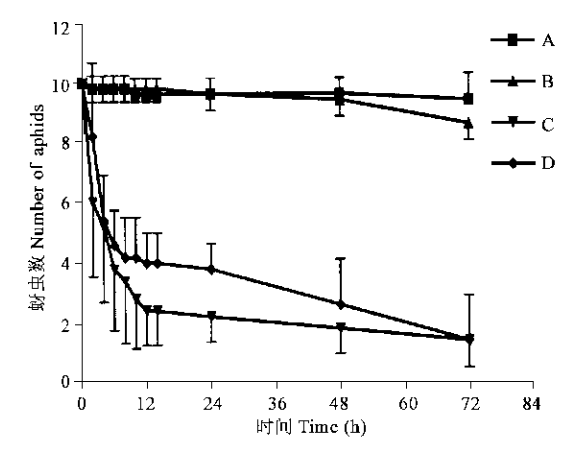


图 1 棉蚜在不同植物上的定居数

Fig. 1 Number of *Aphis gossypii* colonizing on different plants

A：甜瓜蚜型棉蚜/甜瓜 Melon biotype aphids on melons；
B：棉花蚜型棉蚜/棉花 Cotton biotype aphids on cottons；
C：甜瓜蚜型棉蚜/棉花 Melon biotype aphids on cottons；
D：棉花蚜型棉蚜/甜瓜 Cotton biotype aphids on melons；
表 1～表 3 同 The same for Table 1－3.

2.2 两类棉蚜在不同植物上的繁殖能力和若虫存活率

由表 1 可知：寄主互换后，甜瓜蚜型棉蚜的繁殖系数没有下降，但是棉花蚜型棉蚜的繁殖系数显著变小；同样在嗜食寄主植物上，棉花蚜型棉蚜在棉花上的繁殖系数比甜瓜蚜型棉蚜在甜瓜上的高。观察统计棉蚜若虫的存活率，寄主转换后，甜瓜蚜型的若虫存活率没有下降但棉花蚜型棉蚜若虫在非嗜食寄主植物甜瓜上的存活率显著下降。

表 1　棉蚜在不同植物上的繁殖系数及若虫存活率

Table 1　Population reproduction coefficient and nymphal survival rate of cotton aphids on different plants

棉蚜/植物 Aphids/Plants	样本数 Number of plants	繁殖系数 Reproductive coefficient	若虫存活率 Nymphal survival rate
A	15	4.3 ± 1.3 a	0.88 ± 0.10 b
B	15	7.1 ± 1.0 b	0.94 ± 0.02 b
C	15	3.9 ± 3.5 a	0.82 ± 0.15 ab
D	15	2.4 ± 0.6 a	0.67 ± 0.25 a

数据使用 One-way ANOVA 方法进行分析。字母相同表示差异不显著（$P > 0.05$）。

All data were analyzed with One-way ANOVA. Treatments followed by the same letters are not significantly different（$P > 0.05$）.

2.3　不同寄主专化型棉蚜早期刺探行为研究

胞内穿刺(pd)是蚜虫在寄主识别中起重要作用的取食行为，通常持续 5 ~ 15 s，其中持续时间较长、具有 pdⅡ-3 脉冲的 pd 往往出现在蚜虫接触植物的初期，特别是每次穿刺的第一个 pd，这种 pd 称为 pd-L，它与蚜虫试食植物营养成分，进而识别寄主植物相关。比较 2 类棉蚜的早期刺探行为(A *vs* B，C *vs* D)可以发现(表 2)：在最初 10 min 内，pd 数为甜瓜蚜型棉蚜/甜瓜组合(A)显著少于棉花蚜型棉蚜/棉花组合(B)，而 pd 和 pd-L 的持续时间则都为组合 A 显著长于组合 B；即使在互换寄主后，pd-L 持续时间的这种显著差异(C *vs* D)仍然存在，显示了棉蚜寄主专化型分化的行为机理。

比较寄主互换前后棉蚜的早期刺探行为(A *vs* C，B *vs* D)可以发现，甜瓜蚜型棉蚜 (A *vs* C)未表现出显著性差异，但棉花蚜型棉蚜则在棉花上(B)比在甜瓜上(D)的胞内穿刺次数(pd 数)显著地增加，而每一次胞内穿刺的持续时间(pd 持续时间)显著地缩短(仅约 4 s 左右)。可见，本实验中的寄主互换对棉花蚜型棉蚜的影响更大，这可能是由于棉花蚜型棉蚜对棉花的适合度更高、专一性更强。

比较同种植物上 2 类棉蚜的早期刺探行为(A *vs* D，B *vs* C)，结果显示：虽然 2 类棉蚜在甜瓜上(A *vs* D)没有表现出早期取食行为的差异，即在甜瓜上，甜瓜蚜型棉蚜并没有比棉花蚜型棉蚜表现出更大的优势，但在棉花上(B *vs* C)则有大量的早期取食行为表现出显著性差异：棉花蚜型棉蚜的不穿刺时间(np 时间)以及出现的 probe 数均显著地低于甜瓜蚜型棉蚜，但 pd 数、总穿刺时间(ABC 波时间)和胞外穿刺(ABC-ex pd)时间均显著地高于甜瓜蚜型棉蚜。上述情况都有利于棉花蚜型棉蚜在棉花上更快地找到筛管，而甜瓜蚜型棉蚜在甜瓜上并不具有这样的优势。因此，与其他 3 种组合相比，棉花蚜型棉蚜/棉花组合有更高的适合度，而 2 类棉蚜的寄主专化型分化存在固有的行为基础。

表 2　棉蚜接触寄主植物前 10 min 的 EPG 波形

Table 2　EPG parameters of *Aphis gossypii* during the first 10 minutes on hostplants

	A	B	C	D	棉蚜 Aphid	植物 Plant	互作 Interaction
样本数 Number of plants	10	15	10	13	–	–	–
ABC 时间 Total ABC duration (min)	6.60 ± 3.52 ab	8.42 ± 2.11 b	5.88 ± 3.10 a	6.82 ± 2.69 ab			
pd 数 Number of pd	5.40 ± 3.37 a	10.13 ± 5.22 b	5.40 ± 2.32 a	5.92 ± 5.29 a	*		
pd-L 数 Number of pd-L	2.10 ± 1.91 a	3.27 ± 3.11 a	3.40 ± 2.12 a	2.46 ± 2.50 a			
Probe 数 Number of probe	2.20 ± 1.23 ab	1.67 ± 0.82 a	3.00 ± 1.41 b	2.54 ± 1.66 ab			**
np 总时间 Total np duration (min)	3.40 ± 3.52 ab	1.58 ± 2.11 a	4.12 ± 3.10 b	3.18 ± 2.69 ab			
1st pd 时间 1st pd duration (min)	0.10 ± 0.004 a	0.08 ± 0.001 a	0.12 ± 0.003 a	0.10 ± 0.004 a			
pd 总时间 Total pd duration (min)	0.49 ± 0.31 a	0.64 ± 0.28 a	0.54 ± 0.30 a	0.46 ± 0.34 a			
ABC-ex pd 时间 Total ABC-ex pd duration (min)	6.11 ± 3.48 ab	7.74 ± 1.91 b	5.34 ± 3.18 a	6.36 ± 2.60 ab			
pd 持续时间 Each pd duration (min)	0.10 ± 0.04 b	0.07 ± 0.02 a	0.10 ± 0.04 b	0.10 ± 0.05 b			
pd-L 持续时间 Each pd-L duration (min)	0.12 ± 0.003 b	0.07 ± 0.001 a	0.12 ± 0.002 b	0.08 ± 0.002 a	**		
pd 数/ABC Number of pd/ABC duration	1.23 ± 1.92 a	1.21 ± 0.52 a	1.19 ± 0.67 a	0.99 ± 0.90 a			
pd-L 出现率△ Number of pd-L/Number of pd△	0.39 ± 0.34 ab	0.30 ± 0.25 a	0.62 ± 0.30 b	0.40 ± 0.29 ab	–	–	–

除标记△的数据使用 Fisher 精确检验外，其他数据使用 One-way ANOVA 和 Two-way ANOVA 方法。* 代表差异显著，$0.01 < P < 0.05$；**代表差异极显著，$P < 0.01$。字母相同表示差异不显著($P > 0.05$)。表 3 同。

One-way ANOVA and Two-way ANOVA except that datum marked △ were used Fisher's exact test. * means significant difference, $0.01 < P < 0.05$. ** means extremely significant difference, $P < 0.01$. Treatments followed by the same letters are not significantly different ($P > 0.05$). The same for Table 3.

将植物和棉蚜作为 2 个考虑的因素进行双因素方差分析，以揭示植物、棉蚜以及这 2 个因素的组合对蚜虫早期刺探行为的影响。结果表明：(1)当不考虑植物因素(即不管是嗜食植物还是非嗜食植物)时，棉花蚜型棉蚜(B + D)出现 pd 的数目要显著高于甜瓜蚜型棉蚜(A + C)(8.0 *vs* 5.4，$P < 0.05$)，显示出专化取食某种植物后棉蚜刺探能力发生了变化，也在早期刺探行为方面反应了棉蚜寄主专化型分化的行为机理；(2)当不考虑蚜虫因素(即不管是甜瓜蚜型还是棉花蚜型)时，两者[(A + D) *vs* (B + C)] 没有表现出差异；(3)当考虑植物和棉蚜 2 个因素的交互作用时，棉蚜在其嗜食寄主上(A + B)穿刺(probe)数目显著低于在非嗜食寄主上(C + D)出现的数目(表 2)，说明 2 类棉蚜对各自的嗜食寄主具有更高的适应性。

2.4 不同寄主专化型棉蚜取食行为研究

分析不同棉蚜/植物组合在 2 h 内的取食行为，主要统计不穿刺波形 np、穿刺波形 ABC、胞内穿刺波形 pd 和取食波形 E 等 4 种 EPG 波形。

由于 np 是蚜虫口针保持在植物体外的一种行为波形，是植物对蚜虫取食行为影响的综合结果，其持续时间的长度可以从一个侧面衡量蚜虫对植物的反应。不同棉蚜/植物组合早期 np 相关指标(1st np 时间和 2nd np 时间)并无显著性差异。2 h 内 2 类棉蚜在各自的非嗜食寄主上(表 3)出现 np 的次数(C: 14.64 ± 4.15; D: 12.61 ± 8.39)均显著高于其在嗜食寄主上的 np 次数(A: 5.91 ± 2.81; B: 6.25 ± 4.11)，即当 2 类棉蚜转换至新的非嗜食寄主植物上取食时，np 总数(即取食行为中断的次数)都非常显著地增加。另外，当甜瓜蚜型棉蚜转接于棉花叶片上时(C)，2 h 内 np 总时间极显著地高于其他的棉蚜/植物组合(A、B 和 D)。说明 2 类棉蚜对各自的嗜食寄主有更高的专化程度，反映了寄主专化型分化的行为机理。双因素方差分析的结果表明，2 h 内 np 波出现次数及 np 波总时间均受到蚜虫/植物间相互作用(即棉蚜是否在其嗜食寄主植物上)的影响，后者同时还被植物和蚜虫的因素影响。

比较 2 h 内的 pd 频率(表 3)可以发现，pd 数和

表 3 棉蚜接触寄主植物 2 h 内的 EPG 波形

Table 3 EPG parameters of *Aphis gossypii* during 2 hours on hostplants

	A	B	C	D	棉蚜 Aphid	植物 Plant	互作 Interaction
样本数 Number of plants	11	16	11	18	–	–	–
1st np 时间 1st np duration (min)	0.48 ± 0.82 a	0.31 ± 0.40 a	0.33 ± 0.62 a	0.78 ± 1.24 a			
2nd np 时间 2nd np duration (min)	1.55 ± 1.68 a	1.84 ± 1.72 a	1.44 ± 1.39 a	1.47 ± 1.66 a			
np 次数 Number of np	5.91 ± 2.81 a	6.25 ± 4.11 a	14.64 ± 4.15 b	12.61 ± 8.39 b			**
np 总时间 Total np duration (min)	14.52 ± 9.61 a	16.46 ± 11.53 a	43.37 ± 23.12 b	22.21 ± 14.05 a	*	**	**
1st probe 时间 1st probe duration (min)	11.25 ± 13.99 a	18.66 ± 29.88 a	8.85 ± 17.05 a	6.72 ± 11.68 a			
Probe 数 Number of probe	6.27 ± 2.65 a	6.25 ± 4.12 a	15.18 ± 4.31 c	11.94 ± 4.76 b			**
ABC 时间 Total ABC duration (min)	83.11 ± 23.84 ab	76.41 ± 18.33 a	70.29 ± 21.04 a	97.61 ± 14.20 b		**	
pd 数 Number of pd	76.55 ± 28.69 b	92.06 ± 25.87 b	40.55 ± 28.73 a	80.00 ± 28.54 b	**		**
pd 数/ABC 时间 Number of pd/ABC duration (min)	0.92 ± 0.26 b	1.24 ± 0.35 c	0.58 ± 0.36 a	0.83 ± 0.29 b	**		**
到1st E 时间 Time to 1st E (min)	75.55 ± 37.50 b	47.92 ± 30.13 a	89.65 ± 43.34 b	117.51 ± 10.42 c		**	**
E 时间 Total E duration (min)	22.37 ± 26.30 b	27.13 ± 23.86 b	6.34 ± 10.06 a	0.17 ± 0.32 a			**
E_1时间 Total E_1 duration (min)	1.28 ± 1.52 ab	6.04 ± 4.83 c	4.77 ± 7.94bc	0.17 ± 0.32a		**	
E_2时间 Total E_2 duration (min)	21.09 ± 26.60 b	21.09 ± 23.16 b	1.57 ± 2.59a	0.00 ± 0.00a			**
E 次数 Number of E	1.09 ± 0.94 b	2.06 ± 1.06 c	0.82 ± 1.17ab	0.22 ± 0.43a		**	**
E_2次数 Number of E_2	0.55 ± 0.52 a	1.56 ± 1.09 b	0.55 ± 0.82a	0.00 ± 0.00a		**	**
E 出现率△ Aphids showed E△	72.7% bc	100% c	45.5% ab	22.2% a	–	–	–
E_2 出现率△ Aphids showed E_2△	54.5% bc	87.5% c	36.4% b	0% a	–	–	–

单位穿刺时间内的 pd 数（pd 数/ABC 时间）都表现为 2 类棉蚜在其嗜食寄主上显著地高于在非嗜食寄主上（A *vs* C，B *vs* D）。当不考虑植物因素而分析 2 类棉蚜的取食行为时，棉花蚜型棉蚜（B + D）的上述 2 个行为指标都极显著高于甜瓜蚜型棉蚜（A + C），显示出专化取食某种植物后棉蚜刺探能力发生了变化（与蚜虫早期 10 min 内的 pd 数指标相似）；当考虑植物和棉蚜 2 个因素的交互作用时，棉蚜在其嗜食寄主上（A + B）pd 数和单位穿刺时间内的 pd 波发生率都极显著高于在非嗜食寄主上（C + D）。上述结果都显示了棉蚜寄主专化型分化的行为机理。

从穿刺频率来看，2 h 内两类棉蚜在其嗜食寄主上（A，B）的总穿刺次数（probe 数）都显著地少于在非嗜食寄主上（C，D）的穿刺次数，但棉花蚜型棉蚜在其非嗜食寄主植物甜瓜上的穿刺时间（ABC 时间，97.61 min）反而显著高于在嗜食寄主植物棉花上（76.41 min），这是由 E 波时间的显著差异引起的。

E 波（包含 E_1 和 E_2）是蚜虫口针在植物筛管内的行为波形，反应了蚜虫在植物上的取食能力：E_1 波是蚜虫口针到达植物筛管后分泌水溶性唾液的特征波形，E_2 波是在植物筛管内被动取食的特征波形（Tjallingii and Hogen，1993）。比较两类棉蚜在各自的嗜食寄主植物上时与 E 波相关的取食行为（A *vs* B）发现：棉花蚜型棉蚜（B）的口针到达筛管的时间（到 1^{st}E 时间）显著地早（47.92 min），在筛管内分泌水溶性唾液的时间（E_1）显著地长，出现 E 和 E_2 次数显著增加。反映了棉花蚜型棉蚜对棉花的适应性高于甜瓜蚜型棉蚜对甜瓜的适应性。

另外，当棉花蚜型棉蚜从棉花转移到甜瓜后（B *vs* D），所有与 E 波相关的指标均发生了显著性变化：需更长穿刺时间才能进入 E 波（到 1^{st}E 时间）；E、E_1 和 E_2 时间都显著缩短，E 和 E_2 次数显著减少，大量的实验记录不出现 E 波，E 波出现率显著下降，并且没有一例出现代表持续性被动吸食的 E_2 波。而甜瓜蚜型棉蚜从甜瓜转移到棉花后，仅 E 和 E_2 波时间显著减少，其他行为指标都没有显著差异。反映了棉花蚜型棉蚜对棉花的适合度和专化程度都高于其他 3 种蚜虫/植物组合。

双因素方差分析结果显示：与 E 波相关的大部分 EPG 指标均受到蚜虫/植物间的相互作用的影响（表明是否嗜食寄主植物将极显著地影响棉蚜在韧皮部的取食行为），同时还受到植物因素的影响（即是棉花还是甜瓜也极显著地影响棉蚜在韧皮部的取食行为）。

3 讨论

分别生活在棉花和甜瓜上的两类棉蚜的定居情况显示：它们在各自的原寄主植物上都能很好地定居、生活，但互换这两类棉蚜的寄主植物，即将原来生活在棉花上的棉蚜移植到甜瓜上和将原来生活在甜瓜上的棉蚜移植到棉花上时，则出现定居困难，绝大多数棉蚜走失，寄主互换存在巨大障碍。由此可以证明，棉蚜在甜瓜和棉花上分别形成了各自的寄主专化型：甜瓜蚜型棉蚜和棉花蚜型棉蚜。

甜瓜蚜型棉蚜移至棉花上后短时间（2 h）内就大量走失，但少数未离开棉花的蚜虫，其繁殖系数和若虫存活率并无显著变化；而棉花蚜型棉蚜虽然在非嗜食寄主甜瓜上的停留时间可相对延长（2 h 时还没有显著差异），但繁殖系数和若虫存活率都显著下降，根本无法建立种群。说明棉花蚜型棉蚜高度适应于棉花，并有很高的寄主专一性，而甜瓜蚜型棉蚜对甜瓜的适合度较低（繁殖系数显著低于棉花蚜型棉蚜在棉花上的情况），但寄主专一性也较低（寄主由甜瓜变为棉花对甜瓜蚜型棉蚜的繁殖系数和若虫存活率影响不大），即棉花蚜型棉蚜有专一且适合度很高的寄主（棉花），而甜瓜蚜型棉蚜则可能拥有多个但适合度较低的寄主。这种现象反应了棉蚜的这两种寄主专化型及其形成的机理上可能存在差异。

寄主转换后 10 min 内的棉蚜刺探行为显示：甜瓜蚜型棉蚜（A *vs* C）没有显著改变，棉花蚜型棉蚜在原寄主植物棉花上（B）比在甜瓜上（D）有显著多的细胞内穿刺（pd），但单个 pd 的持续时间显著地短。pd 是蚜虫口针短暂穿刺植物细胞膜形成的，它在蚜虫-植物相互作用、寄主识别及寄主植物韧皮部寻找的过程中起重要作用（Montllor and Tjallingii，1989；Wilkinson and Douglas，1998）：一方面，每一穿刺为蚜虫吸入植物细胞液到食窦腔的味觉感受器官品味细胞成分提供条件，这种对植物化学成分的感受有助于蚜虫对植物的探测和口针定位于筛管；另一方面，植物细胞穿刺可导致植物防御性反应的发生。在最初 10 min 内有更多的 pd 反映了棉蚜有更多机会品尝植物成分，这显然有利于棉蚜对寄主植物的识别和筛管的寻找。因此，棉花蚜型棉蚜适应于在棉花上的生活，而在甜瓜上的试食及筛管寻找则受到来自甜瓜的明显干扰。甜瓜蚜型棉蚜/甜瓜、甜瓜蚜型棉蚜/棉花和棉花蚜型棉蚜/甜瓜 3 个组合

早期刺探行为没有显著差异,也反映了甜瓜蚜型棉蚜对甜瓜的适合程度不如棉花蚜型棉蚜对棉花的适合程度,这与繁殖系数及若虫存活率的结果相一致,同时也反映了在早期刺探过程中棉蚜寄主专化型形成的行为原因。

两类棉蚜在寄主互换后 2 h 内表现出一些共同的变化,如口针在植物上的穿刺中断数(表现为 np 数和 probe 数)显著增加、在单位穿刺时间内的胞内穿刺(pd)数(pd 数/ABC 时间)显著减少、E 波和 E_2 波时间显著缩短等,此外,两类棉蚜在寄主互换后还表现出一些不同的行为差异,这些都是棉蚜寄主专化型形成的行为基础,并清楚地说明两类棉蚜在寄主互换后 2 h 内就能感受到该植物是否其嗜食寄主。

对植物筛管汁液的品尝和取食(E_2 波)是蚜虫寄主选择的关键步骤之一。寄主互换后,两类棉蚜 E_2 波时间的显著缩短表明互换后的植物,其筛管汁液不被棉蚜所接受。但两类棉蚜之间存在着差异:甜瓜蚜型棉蚜从原寄主植物(甜瓜)转换至非原寄主植物(棉花)上后,第一次找到植物筛管所需的时间(到 1^{st}E 时间)并没有显著变化(75.55 ± 37.50 min 和 89.65 ± 43.34 min, $P = 0.78$),而棉花蚜型棉蚜从原寄主植物(棉花)转换至非原寄主植物(甜瓜)上后,第一次找到植物筛管所需的时间极显著地延长(由 47.92 ± 30.13 min 延长至 117.51 ± 10.42 min, $P < 0.01$),而且没有一例能够在筛管内取食(不出现 E_2 波),这很好地解释了寄主选择实验中为什么甜瓜蚜型棉蚜从甜瓜转换至棉花上后,在 2 h 内定居数显著减少;而棉花蚜型棉蚜从棉花转换至甜瓜上后虽然定居数也逐渐下降,但 2 h 以后才显示显著差异。因为甜瓜蚜型棉蚜用平均 89.65 min 就可以找到棉花的筛管,它们有充裕的时间(随后的 30 min)去品尝棉花的筛管汁液,并在 2 h 内放弃将棉花作为寄主而从植株上走失;而棉花蚜型棉蚜平均需要 117.51 min 才能找到甜瓜的筛管,而且没有一例能够在筛管内取食,因此,在 2 h 内,它们没有足够的时间去品尝甜瓜的筛管汁液并出走去寻找合适的寄主。所以,寄主互换后,甜瓜蚜型棉蚜在 2 h 内的定居数显著减少,而棉花蚜型棉蚜的定居数虽然逐渐下降,但在 2 h 内还没有显著差异(4 h 时已有显著差异)。

两类棉蚜在各自的嗜食寄主植物上取食行为也有一定差异,主要表现在棉花蚜型棉蚜单位穿刺时间内的 pd 数更多、到 1^{st}E 波所需时间更少、E_1 时间更长以及 E、E_2 发生次数更多。这反应了棉蚜 2 种寄主专化型之间存在着内在差异:相对于甜瓜蚜型棉蚜,棉花蚜型棉蚜能更频繁地穿刺植物细胞从而更早进入韧皮部;进入筛管后,棉花蚜型棉蚜要花更多时间来适应筛管汁液(表现为 E_1 时间更长)。

综上所述,棉蚜存在着寄主专化型的分化:甜瓜蚜型和棉花蚜型。两类棉蚜寄主互换前后蚜虫定居数、繁殖系数和若虫存活率变化的差异是寄主专化型分化的直接表现,而寄主专化型形成的行为机理在于筛管寻找及取食行为的显著分化:无论是繁殖系数、若虫存活率,还是筛管寻找及取食行为都显示甜瓜蚜型棉蚜对嗜食寄主(甜瓜)的专化性较低,因此,在甜瓜和棉花上没有显著变化或变化较小,而棉花蚜型棉蚜则高度适合于其嗜食寄主(棉花),且专化性很高,甜瓜明显不适合其生活及生存。甜瓜蚜型棉蚜在棉花上,取食行为容易被中断,但其口针定位韧皮部的能力并没有显著削弱;而棉花蚜型棉蚜在甜瓜上的取食行为受到更大的影响,口针无法顺利定位韧皮部,并在 2 h 内根本无法在筛管内取食。从定居、繁殖、若虫存活率及蚜虫取食行为等说明:在棉花和甜瓜之间,棉蚜虽然有可能发生相互迁移,但存在着巨大的障碍,尤其是从棉花向甜瓜迁移。这为棉花、甜瓜及其他植物的田间布局和蚜虫危害的防治提供了理论指导和借鉴。

寄主互换的生物学实验和 EPG 取食行为分析都显示,棉花蚜型棉蚜比甜瓜型棉蚜的寄主专化程度更高。Bernays 等(1999,2001)认为,专食性昆虫对寄主植物的辨识标准比广食性昆虫更严格,而利用寄主植物的效率更高。本研究表明,针对同种昆虫的不同寄主专化型,该理论同样成立,即寄主专化程度更高的棉花蚜型棉蚜对嗜食寄主植物棉花的利用效率更高(如繁殖能力更强、pd 频率更高、寻找韧皮部所需时间更短而且韧皮部取食次数更多,但寄主转换后无法建立种群,2 h 内无法在筛管内取食等等);而寄主专化程度相对较弱的甜瓜蚜型棉蚜利用寄主植物甜瓜的效率相对较低,但是其取食多种植物的可能性较大,被转移到非嗜食寄主植物棉花后,只要能在棉花上较长时间停留就能适应棉花,并拥有与在嗜食寄主植物甜瓜上相似的繁殖系数和若虫存活率。

参 考 文 献(References)

Bernays EA, 2001. Neural limitations in phytophagous insects: implications

for diet breadth and evolution of host affiliation. *Annual Review of Entomology*，46：703 – 727.

Bernays EA，Funk DJ，1999. Specialists make faster decisions than generalists：experiments with aphids. *Proceedings of the Royal Society of London B*，266：151 – 156.

Chen WS，Gu DJ，Li W，Chen ZP，Zhang WQ，1997. Studies on the host preference of *Myzus persicae*（Sulzer）. *J. South China Agric. Univ.*，18（4）：54 – 58.［陈文胜，古德就，李卫，陈泽鹏，张维球，1997. 烟蚜寄主专化性的研究. 华南农业大学学报，18(4)：54 – 58］

Feng GL，Zhao ZW，Li M，He FQ，Jin Y，Li ZQ，Du SX，2001. Relationship between esterase activities of the cotton aphid（*Aphis gossypii*）and overwintering host plants. *Acta Entomologica Sinica*，44（3）：304 – 310.［冯国蕾，赵章武，李梅，何凤琴，金莹，李宗清，杜善学，2001. 不同寄主植物与棉蚜酯酶活性的关系. 昆虫学报，44(3)：304 – 310］

Liu XD，Zhai BP，Zhang XX，2003. Studies on the host biotypes and its cause of cotton aphid in Nanjing，China. *Scientia Agricultura Sinica*，36（1）：54 – 58.［刘向东，翟保平，张孝羲，2003. 南京地区棉蚜寄主专化型及其成因研究. 中国农业科学，36(1)：54 – 58］

Liu XD，Zhang XX，Zhai BP，2002. The EPG recording of feeding behavior of *Aphis gossypii* after inter-transforming between cotton and cucurbits. *Cotton Science*，14（1）：33 – 35.［刘向东，张孝羲，翟保平，2002. 棉花和瓜类上棉蚜相互转换后取食行为的 EPG 研究. 棉花学报，14(1)：33 – 35］

Meng L，Li BP，Dong YC，1998. A morphometric analysis on the food-preference forms of cotton aphids from Xinjiang，China. *Entomological Knowledge*，35（6）：326 – 330.［孟玲，李保平，董应才，1998. 新疆棉蚜食物专化型的形态测量分析. 昆虫知识，35(6)：326 – 330］

Montllor CB，Tjallingii WF，1989. Stylet penetration by two aphid species on susceptible and resistance lettuce. *Entomol. Exp. Appl.*，52：103 – 111.

Prado E，Tjallingii WF，1997. Effects of previous plant infestation on sieve element acceptance by two aphids. *Entomol. Exp. Appl.*，82：189 – 200.

Tjallingii WF，1978. Electronic recording of penetration behavior by aphids. *Entomol. Exp. Appl.*，24：521 – 530.

Tjallingii WF，Hogen ET，1993. Fine structure of aphid stylet routes in plant tissues in correlation with EPG signals. *Physiological Entomology*，18：317 – 328.

Wilkinson TL，Douglas AE，1998. Plant penetration by pea aphids（*Acyrthosiphon pisum*）of different plant range. *Entomol. Exp. Appl.*，87：43 – 50.

Zhang GX，Zhong TS，1982. Experimental studies on some aphid life-cycle patterns. *Sinozoologia*，No. 2：7 – 17.［张广学，钟铁森，1982. 几种蚜虫生活周期型的研究. 动物学集刊，第 2 集：7 – 17］

Zhang GX，Zhong TS，1983. Economic Insect Fauna of China. Fasc. 25. Homoptera：Apidinea，Part Ⅰ. Beijing：Science Press. 233 – 236.［张广学，钟铁森，1983. 中国经济昆虫志，第二十五册，同翅目，蚜虫类(一). 北京：科学出版社. 233 – 236］

Zhang PF，Chen JQ，Zhang X，Wang B，Jiang QF，2001. The effects of feeding behavior factors on the acquisition of CMV by the cotton aphid *Aphis gossypii*. *Acta Entomologica Sinica*，44(4)：395 – 401.［张鹏飞，陈建群，张闲，王斌，蒋群峰，2001. 棉蚜获得黄瓜花叶病毒与取食过程的关系. 昆虫学报，44(4)：395 – 401］

Zhang XX，Zhao JY，Zhang GX，Chen XF，2001. Studies on population adaptation and differentiation of *Aphis gossypii* Glover among host plant transplantation. *Acta Ecologica Sinica*，21（1）：106 – 111.［张孝羲，赵静雅，张广学，陈晓峰，2001. 棉蚜种群寄主转换的适应和变异规律研究. 生态学报，21(1)：106 – 111］

（责任编辑：黄玲巧）